



UNIVERSIDAD  
DE LA REPÚBLICA  
URUGUAY



FACULTAD DE  
**CIENCIAS**

UDELAR | [fcien.edu.uy](http://fcien.edu.uy)

# TESINA PARA OPTAR POR EL GRADO DE LICENCIADA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Relación entre las estructuras externas adyacentes  
en el sitio de nidificación y la arquitectura del nido de  
hornero (*Furnarius rufus*)

Victoria Morales Latorre

Orientador: Dr. Nicolas Adreani

Co-orientadora: Dra. Lucia Montesana

Sección Etología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República

Junio, 2026

Montevideo, Uruguay

*Para mi madre, que nunca dudo que podía.*

*Para Santi, por acompañarme hasta acá.*

# Agradecimientos

Primeramente, a mi madre, que siempre estuvo ahí a pesar de la distancia y que nunca dudó que esto iba a llegar. Gracias por tu amor.

A Luchi, que la vida nos juntó y nos hizo apoyarnos en todo momento. Gracias por estar ahí siempre y empujarme hacia adelante.

A Hiari, que sin saber nada de aves me apoyó en todo este proceso. Gracias por esos mates tan necesarios.

A Seba, que cada vez que pensé que no podía me dijo que sí. Gracias por imaginar este futuro conmigo.

A Betta, por ser la primera bióloga que conocí y la inspiración para dedicarme a la etología. Gracias por compartir tu oficina y tu cariño.

A Lu y Nico, por ser desde el primer momento ejemplos de lo que quiero lograr ser. Gracias por este laboratorio tan bello y por todo lo que me enseñan.

A Noe y Lucio, por ser geniales compañeros de campo y de aprendizaje. Gracias por enseñarme tantas cosas.

A la gente del Piso 6, que constantemente dan apoyo y alegría. Gracias por darme alegría en todos mis días de trabajo.

# Índice

<b>1. Resumen.....</b>	<b>5</b>
<b>2. Introducción.....</b>	<b>6</b>
<b>3. Objetivos.....</b>	<b>10</b>
General.....	10
Específicos.....	10
<b>4. Hipótesis y Predicciones.....</b>	<b>10</b>
Hipótesis 1.....	10
Predicción 1.1.....	10
Predicción 1.2.....	11
Hipótesis 2.....	11
Predicción 2.....	11
<b>5. Materiales y métodos.....</b>	<b>12</b>
5.1. Especie de estudio: <i>Furnarius rufus</i> .....	12
5.2. Colecta de datos: Ciencia ciudadana.....	13
5.3. Procesamiento de base de datos.....	14
5.4. Validación de la información extraída.....	18
5.5. Análisis estadístico.....	18
5.6. Disposición espacial.....	18
<b>6. Resultados.....</b>	<b>20</b>
6.1. Relación entre una estructura lateral adyacente y la asimetría del nido.....	20
6.2. Variación entre relación de una estructura lateral adyacente y la asimetría del nido según el tipo de interacción.....	21
6.3. Disposición espacial.....	24
<b>7. Discusión.....</b>	<b>26</b>
<b>8. Conclusiones.....</b>	<b>29</b>
<b>9. Proyecciones.....</b>	<b>30</b>
<b>10. Publicaciones asociadas a esta tesina.....</b>	<b>31</b>
<b>11. Bibliografía.....</b>	<b>32</b>

# 1. Resumen

Los nidos son una de las expresiones más notables del fenotipo extendido: estructuras construidas fuera del cuerpo pero que son moldeadas por la biología y el comportamiento de las especies. Los nidos varían desde formas simples hasta muy complejas, cumpliendo un papel clave en la supervivencia y adaptación a distintos entornos. El hornero (*Furnarius rufus*) construye nidos de barro en forma de domo, y a menudo lo reposan sobre estructuras externas, tanto naturales como artificiales. La entrada de estos nidos se ubica de forma asimétrica y existen dos tipos: derecha (entrada ubicada del lado derecho) e izquierda (entrada ubicada del lado izquierdo). La construcción es un proceso cooperativo, en el que ambos miembros de la pareja participan activamente y de manera sincronizada. Gran parte de la información disponible acerca de la composición o el proceso de construcción de nidos se concentra en un subconjunto limitado de especies que modifican cavidades secundarias. Por lo que una arista poco explorada es la relación entre estructuras externas presentes en el entorno inmediato al nido (como ramas, troncos o paredes) y su arquitectura final. En este trabajo analicé 14,391 nidos registrados en un proyecto de ciencia ciudadana (HORNERO) para evaluar la relación entre el tipo de asimetría y la presencia de estructuras adyacentes. Encontré una asociación positiva entre la ubicación de la estructura y la de la entrada del nido; la asimetría tiene una mayor probabilidad de estar orientada hacia el lado en contacto con la estructura externa, especialmente cuando esta estaba incorporada al nido. Curiosamente, y a pesar de potenciales beneficios, sólo una minoría de los nidos presentaba estructuras adyacentes (2,050 de los 14,391 nidos analizados). Estos resultados podrían reflejar tanto plasticidad comportamental, con ajustes en la dirección de la entrada según las condiciones locales, como limitaciones funcionales y biomecánicas relacionadas con la estabilidad del nido o la manipulación del barro. Estos mecanismos no son mutuamente excluyentes y pueden variar según el contexto. En conjunto, los resultados muestran que la arquitectura de los nidos refleja la interacción entre el comportamiento de construcción del ave y las condiciones del entorno, subrayando la importancia de considerar el contexto del sitio al estudiar la construcción de nidos y su variación en la naturaleza.

## 2. Introducción

Los nidos son estructuras de vital importancia para la supervivencia y el éxito reproductivo en diversos grupos taxonómicos, en los cuales su uso ha evolucionado de manera independiente (Mainwaring et al., 2023). Por ejemplo, dentro de los invertebrados, las hormigas cortadoras de hojas del género *Atta* construyen complejos nidos subterráneos (Hansell, 2007). En vertebrados podemos encontrar diversas especies de roedores, como el ratón espiguero (*Micromys minutus*), que teje pastos para construir nidos esféricos (Hansell, 2007). En estas y muchas otras especies, el nido es un pilar clave de sus ciclos de vida, ya que es el lugar donde puede ocurrir el cortejo, la reproducción, la alimentación y/o el cuidado de las crías hasta su independencia, como es el caso de los peces aleta de arco (*Amia calva*), donde los machos atraen a las hembras hasta sus territorios, se reproducen y luego protegen a sus huevos hasta que estos eclosionan (Svensson & Kvarnemo, 2023). Pero, además, los nidos pueden brindar refugio frente a condiciones ambientales adversas, tanto para adultos como para crías (Deeming & Reynolds, 2015; Mainwaring et al., 2014) como es el caso de los erizos europeos (*Erinaceus europaeus*) que utilizan sus nidos de invierno para mantener una temperatura y humedad estable durante sus periodos de hibernación (Korslund et al., 2024).

Los nidos son un claro ejemplo de fenotipo extendido. Un fenotipo extendido es toda manifestación fenotípica que ocurre fuera del cuerpo del organismo, que probablemente tiene origen genético y puede influir directamente en su supervivencia y éxito reproductivo (Dawkins, 2016). Por ejemplo, en el ratón de playa (*Peromyscus polionotus*) se encontró que dos componentes ecológicamente importantes para sus nidos, la longitud del nido y la existencia de un túnel de escape, estaban directamente relacionados con factores genéticos (Weber et al., 2013). De este modo, la forma en que los organismos modifican su entorno a través de la construcción de nidos posiblemente refleja una adaptación a condiciones ambientales como por ejemplo la humedad, la temperatura, la presencia de depredadores, la salinidad o la vegetación circundante, entre otros factores. Estas adaptaciones favorecen la supervivencia y el éxito reproductivo tanto de los constructores como de su descendencia (Facemire et al., 1990; Mainwaring et al., 2014; Deeming & Reynolds, 2015; Hall et al., 2015; Deeming, 2023).

Las aves han sido, y continúan siendo, modelos ejemplares para el estudio de los nidos, ya que exhiben una notable diversidad en la forma de sus nidos (Deeming & Reynolds, 2015). Estas formas abarcan desde simples raspaduras en el suelo, como las del tero (*Vanellus chilensis*; Santos, 2020), hasta los complejos nidos colgantes e intrincadamente tejidos por el tejedor enmascarado (*Ploceus philippinus*; Craig, 2020). A pesar de esta diversidad, gran

parte de la información disponible sobre la composición o el proceso de construcción se concentra en un subconjunto limitado de nidos, especialmente en especies que nidifican en cavidades secundarias, como es el caso del herrerillo común (*Cyanistes caeruleus*; Kirwan et al., 2024). Esto ha dejado subexplorada la diversidad estructural y funcional de la mayoría de los nidos (82% de las aves no nidifican de esta manera; Chia et al., 2023). El sesgo hacia cierto tipo de anidación tiene como resultante que haya una generalización en rasgos como la selección de materiales, la inversión parental o los métodos de construcción, difícil de compatibilizar con otros modelos. Las presiones de selección y las características del nido pueden variar ampliamente, no sólo entre especies que construyen el nido en su totalidad comparado con especies que utilizan cavidades preexistentes, sino también en función de si la construcción es llevada a cabo por un solo parental, por ambos o de forma cooperativa en grupos. Ampliar el enfoque hacia una mayor variedad de tipos de nidificación y sistemas sociales resulta esencial para comprender tanto el comportamiento de construcción como el valor adaptativo de la diversidad de nidos.

En este marco, una arista poco explorada, pero potencialmente relevante en los nidos de aves, es la relación entre estructuras externas presentes en el entorno inmediato del nido (como ramas, troncos o paredes) y su arquitectura. Las estructuras podrían conferir ventajas funcionales como el ahorro en materiales y tiempo de construcción, o reducir la depredación. Analizar esta interacción puede ofrecer información valiosa sobre la plasticidad de los comportamientos constructivos, revelando aspectos del desarrollo cognitivo vinculados a la planificación, la organización espacial y la adaptación al entorno, brindando así una comprensión más integral del proceso de construcción del nido.

Las especies del género *Furnarius* construyen nidos con una arquitectura elaborada y distintiva (Zyskowski & Prum, 1999, Vaz-Ferreira et al., 1993; Figuras 1A-C). Generalmente ambos miembros de la pareja construyen nidos de barro característicos, en forma de domo (Fraga, 1980; Remsen & Bonan, 2020). Una característica fenotípica arquitectónica del nido de estas especies es que tiene una asimetría bilateral que refleja las distintas partes internas del nido. La entrada del nido se sitúa desplazada hacia la derecha o hacia la izquierda, conectando con una cámara de incubación en su interior mediante un pasillo (Figura 1D). Este diseño establece una distinción física entre el exterior y el interior del nido, formando una estructura cerrada que posiblemente desempeña funciones de aislamiento y protección (Zyskowski & Prum, 1999). Esta asimetría es un rasgo consistente y conspicuo, fácilmente evaluable en la naturaleza debido a su naturaleza dicotómica, sin necesidad de manipulación. Particularmente en el hornero (*Furnarius rufus*), sabemos que la asimetría de la entrada no se distribuye aleatoriamente en la población, observándose un 12% más de nidos con entrada hacia la derecha de lo esperado por azar (Adreani et al., 2022). Además,

este rasgo presenta una alta repetibilidad a nivel de pareja ( $R = 0.65$ ), lo que indica que las parejas tienden a construir nidos con la misma asimetría a lo largo de los años (Adreani et al., 2022). Diversas variables ambientales, tanto micro (altura, cobertura, sustrato, orientación cardinal de la entrada y contexto de urbanización) como macro (temperatura, precipitación y altitud) escala, han sido evaluadas para determinar su relación con la asimetría de los nidos, pero ninguna pareciera explicar el patrón observado (Adreani et al., 2022).



**Figura 1:** Ejemplos de nidos del género *Furnarius*. **(A)** Nido de hornero del pacífico *Furnarius cinnamomeus* (Molina, 2021). **(B)** Nido de hornero *Furnarius rufus* (Palandri, 2024). **(C)** Nido de hornerito copetón *Furnarius cristatus* (Grim, 2024). **(D)** Corte transversal de un nido de *Furnarius*. La posición de la entrada determina un pasillo en el sentido opuesto a las agujas del reloj (gradiente azul) que desemboca en una cámara incubadora (punto azul).

En esta tesis me propuse evaluar si un rasgo físico del sitio de nidificación, como ser la presencia de una estructura externa lateral y adyacente al nido (como ramas, troncos o paredes), se relaciona con el tipo de asimetría en el nido de los horneros. Utilizando una base de datos generada a partir de un proyecto de ciencia ciudadana (HORNERO; detalles abajo), analicé la relación entre la ubicación de la estructura externa (izquierda o derecha del nido) y el tipo de asimetría del nido (izquierda o derecha). Además, evalué si dicha relación varía según el grado de contacto de la estructura con el nido, distinguiendo entre estructuras en contacto tangencial o incorporadas. Finalmente, exploré de manera

cualitativa la disposición espacial de los nidos con estructuras contiguas, a lo largo de la distribución geográfica.

### **3. Objetivos**

#### **General**

Evaluar si la presencia de una estructura externa lateral y adyacente al nido se relaciona con el tipo de asimetría en el nido de los horneros.

#### **Específicos**

1. Evaluar la relación entre la ubicación de una estructura lateral adyacente al nido y el tipo de asimetría del nido.
2. Evaluar si la relación entre la ubicación de la estructura lateral y el tipo de asimetría varía según si la estructura está en contacto con el nido o incorporada a él.
3. Explorar la disposición espacial de nidos en contacto con o incorporadas a estructuras laterales y la respectiva asimetría del nido en toda la distribución de la especie.

### **4. Hipótesis y Predicciones**

El nido de hornero posee una asimetría bilateral que causa que distintas partes del nido (cámara de incubación y pasillo de entrada a la cámara de incubación) se encuentren posicionadas opuestas, cada una en un lado del nido (derecho/izquierdo). Aunque no existe evidencia previa, se podría pensar que esta diferenciación espacial hace que la relación con una estructura lateral externa ocurra de maneras diferentes en base a con qué parte del nido esté en contacto (cámara de incubación o pasillo de entrada a la cámara de incubación) y que esta relación podría ser diferente si una parte de la estructura del nido es reemplazada por esta estructura externa. Teniendo la asimetría externa del nido como identificador visual de las partes internas del nido, me pregunté si existía alguna relación entre la posición de estructuras laterales y la asimetría del nido, e hipotetizo que:

#### **Hipótesis 1**

Existe una relación entre la ubicación de estructuras laterales adyacentes y el tipo de asimetría del nido del hornero. De esta hipótesis se desprenden dos predicciones.

#### **Predicción 1.1**

Predigo que una mayor proporción de nidos tendrá la estructura del mismo lado que su asimetría correspondiente, ya que esta configuración no afectaría la integridad estructural de la cámara de incubación, y haría menos discernible la entrada al nido, potencialmente

dificultando así el acceso al nido por parte de depredadores o de otras especies parásitas (especies que ponen huevos dentro del nido del hornero para su posterior cuidado).

## **Predicción 1.2**

Alternativamente, predigo que los nidos tendrán estructuras del lado opuesto a su asimetría correspondiente, ya que esta configuración tiene el potencial de minimizar la exposición de la cámara de incubación (ubicada opuesta a la asimetría del nido) reduciendo así la probabilidad de acceso por parte de depredadores a través de la ruptura del nido.

## **Hipótesis 2**

La relación entre la ubicación de la estructura lateral y el tipo de asimetría será diferente entre nidos que estén en contacto con la estructura en comparación con nidos que incorporen la estructura.

## **Predicción 2**

Predigo que la magnitud de la relación entre la ubicación de la estructura externa y la asimetría del nido será mayor cuando la estructura externa sea incorporada al nido (es decir, una parte de la estructura del nido sea reemplazada por la estructura externa), en comparación con los casos en los que la estructura externa sólo esté en contacto con él (el nido no la incorpora, pero ambas estructuras están vinculadas). Los nidos en contacto tienen un potencial factor de dilución relacionado a que el ave podría construir el nido muy próximo a la estructura resultando en un contacto accidental, mientras que, en los casos de incorporación, la interacción ave-estructura es certera. Por esto, de existir una relación entre la interacción ave-estructura y la asimetría resultante, esta debería ser más marcada en los casos de incorporación.

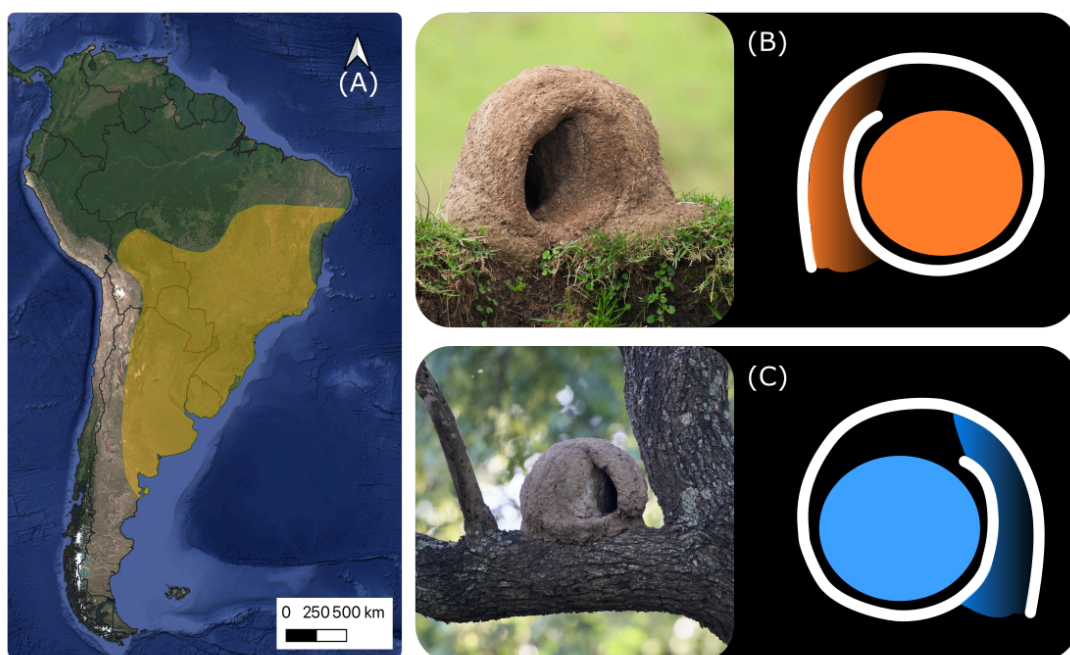
## 5. Materiales y métodos

### 5.1. Especie de estudio: *Furnarius rufus*

El hornero (*Furnarius rufus*) pertenece a la familia Furnariidae, y es residente anual a lo largo de cinco países del sur de Sudamérica: Argentina, Brasil, Uruguay, Paraguay y Bolivia (Figura 2A; Remsen & Bonan, 2020), donde construye sus nidos tanto en zonas naturales como rurales y urbanas (revisión por Montesana et al., 2024).

Las parejas de hornero son socialmente monógamas y territoriales durante todo el año (Fraga, 1980; Amorim et al., 2023). En su margen de distribución inferior (Argentina, Brasil y Uruguay) la temporada reproductiva comienza con la construcción del nido por parte de ambos integrantes de la pareja (Fraga, 1980) en los meses de agosto-septiembre, y suele finalizar durante el periodo diciembre-febrero (Fraga, 1980; Schaaf, 2020; Montesana et al., 2024). Los principales materiales utilizados para la construcción del nido son barro, paja y en ocasiones excremento de herbívoros como vacas o caballos (Fraga, 1980). A pesar de su rigidez y durabilidad, los nidos son utilizados durante una única temporada reproductiva (Fraga, 1980), y luego son utilizados como nidos o refugios por otras especies de vertebrados (i.e., mamíferos y otras aves; revisado por Montesana et al., 2024).

Estructuralmente el nido está compuesto por una abertura (o puerta), un pasillo y una cámara de incubación. La ubicación de la abertura o 'puerta' del nido puede ocurrir de dos maneras: una con entrada en la mitad izquierda cuando se observa el nido de frente (i.e., nido con asimetría izquierda) y su respectiva cámara de incubación en sentido horario (Figura 2B), o con la entrada en la mitad derecha cuando se observa el nido de frente (i.e., nido con asimetría derecha) y su cámara de incubación en sentido antihorario (Figura 2C).



**Figura 2:** (A) Distribución del hornero en 5 países del sur de Sudamérica (Argentina, Brasil, Uruguay, Paraguay y Bolivia) indicada en amarillo (BirdLife International, 2024). (B) Nido de hornero con asimetría izquierda. La posición de la entrada determina un pasillo en el sentido de las agujas del reloj (gradiente naranja) que desemboca en la cámara de incubación (círculo naranja). Fotografía de Buck, 2023 (C). Nido de hornero con asimetría derecha. La posición de la entrada determina un pasillo en el sentido opuesto a las agujas del reloj (gradiente azul) que desemboca en la cámara de incubación (círculo azul). Fotografía de Taraborelli, 2023.

## 5.2. Colecta de datos: Ciencia ciudadana

La ciencia ciudadana es un método científico realizado de manera conjunta tanto por personas del ambiente científico como por personas fuera de él (Silvertown, 2009). En base al involucramiento de los voluntarios hay diversos tipos de abordajes de ciencia ciudadana: liderado por voluntarios, co-creados entre científicos y voluntarios, colaborativo, y contributivo (Marks et al., 2022). La ciencia ciudadana contributiva se caracteriza específicamente por la generación de preguntas o el planteamiento de temas de interés a nivel sociedad, como puede ser: cuantificar ocurrencias de una especie, reportar cambios en el clima o la aparición de especies de interés (Marks et al., 2022), donde los propios ciudadanos ayuden a responderlas. Algunos ejemplos de ciencia ciudadana contributiva presentes en Uruguay son iNaturalist (*iNaturalist*, s. f.), donde se identifican fotografías de flora y fauna subidas por participantes, o eBird (Sullivan et al., 2009) donde se pueden realizar listas que cuantifiquen la diversidad de aves observadas en un tramo recorrido, un tiempo acotado o en una instancia.

Una de las grandes ventajas que tiene realizar un proyecto de investigación con un abordaje de ciencia ciudadana es que la entrada de información proporcionada por los/as participantes contribuye a la formación de una base de datos que, tras ser procesada y

validada, es significativamente más rica, completa, y con una distribución geográfica mayor que la que sería posible recolectar en el mismo periodo de tiempo sólo por los/as investigadores/as (Bonney et al., 2009). A su vez, la participación ciudadana permite un vínculo directo entre la ciencia y la sociedad, fortaleciendo el impacto de divulgación y democratizando el conocimiento científico.

HORNERO fue un proyecto de ciencia ciudadana que se llevó a cabo durante un año (octubre 2018-2019) cuyo objetivo principal fue determinar la proporción de nidos de hornero con asimetría derecha-izquierda a lo largo de toda su distribución geográfica, así como testear las causas micro- y macro-ecológicas que podrían explicar esta característica. Para ello, Adreani et al. (2022) diseñaron y lanzaron una aplicación gratuita para celulares Android e iOS. Este esfuerzo colaborativo involucró a 1,200 usuarios a lo largo de los cinco países donde se distribuye el hornero (345 de Argentina, 74 de Uruguay, 11 de Brasil, 7 de Paraguay y 6 de Bolivia) quienes, actuando como científicos ciudadanos, completaron un cuestionario multimodal por cada nido que observaban. Se registraron más de 15,021 fotografías a lo largo de toda la distribución de la especie. El cuestionario abarcaba preguntas detalladas sobre diversos aspectos del nido, incluyendo su asimetría (derecha o izquierda), la altura a la que se encontraba, el punto cardinal hacia donde estaba orientada la entrada, el tipo de ambiente en el que se localizaba (natural, rural o urbano), el tipo de sustrato sobre el que estaba construido (natural o artificial), y si el nido presentaba algún tipo de protección. Finalmente, para asegurar la calidad y validez de la información proporcionada, se solicitaba una fotografía del nido reportado (mayor información de cada variable en Adreani et al. 2022).

### **5.3. Procesamiento de base de datos**

Para cumplir con los objetivos de mi tesis, realicé un proceso de curado y extracción de datos sobre el total de las fotos obtenidas durante el proyecto HORNERO (N total de fotos = 15,021). Este procesamiento fue dividido en cinco instancias de exclusión.

Primero, excluí aquellas fotos que no tuvieran nidos visibles o donde estos estuvieran repetidos, ya que era necesario visualizar los nidos para los objetivos de esta investigación (N total fotos excluidas = 2,105; N fotos sin nidos visibles = 328; N fotos con nidos repetidos = 1,777; Figura 7.1).

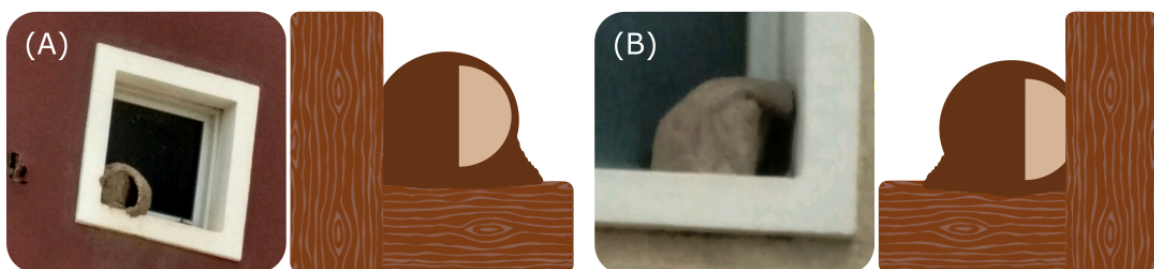
Segundo, excluí fotos con nidos que estuvieran contruidos de manera contigua a otro nido (N total fotos excluidas = 44; N total nidos excluidos = 88; Figura 3B), ya que no se podría determinar el orden de construcción de los nidos, y no era posible identificar cuál utilizaba al otro como estructura lateral (objetivos específicos 1 y 2). Como los horneros suelen

mantener un mismo territorio a través de los años (Fraga, 1980), y dado que construyen un nido nuevo cada año y los anteriores son resistentes (ver Introducción), es común encontrar nidos construidos muy cerca entre sí o incluso de forma contigua (Figuras 3A-B). Adicionalmente, en aquellas fotos donde había más de un nido, pero estos no estaban contiguos, le asigné a cada nido una identidad única (Figura 3A). Luego de esta selección tuve un restante de 12,872 fotos con 14,391 nidos (Figura 7.2).



**Figura 3:** (A) Nidos construidos cerca entre sí. Al ser estos nidos no contiguos le asigné a cada uno una identidad única. Fotografía de Darlene Betat, 2024. (B) Ejemplo de nidos construidos de forma contigua que debieron ser excluidos por no permitir distinguir la cronología de construcción.

Tercero, excluí fotos de nidos que no tenían una asimetría clara o no estaban contiguos a una estructura adyacente (N total de fotos excluidas = 10,386 fotos; N total nidos excluidos = 11,685; N de nidos sin asimetría visible = 368; N de nidos sin estructura adyacente = 11,317) ya que para cumplir con el objetivo de mi tesina era importante tener información sobre el tipo de asimetría del nido ('izquierda' o 'derecha' distinguida mirando de manera frontal el nido; Figuras 2B-C), si había o no una estructura lateral adyacente y de qué lado del nido se encontraba esta ('izquierda' o 'derecha' distinguida mirando de manera frontal el nido; Figuras 4A-B respectivamente). En total retuve 2,486 fotos con 2,706 nidos con asimetría y estructura lateral (Figura 7.3).



**Figura 4:** Estructura lateral adyacente. (A) Nido con una estructura lateral adyacente a su izquierda. Interpretado como nido con asimetría derecha con estructura 'izquierda' (B) Nido con una estructura lateral adyacente a su derecha. Interpretado como nido con asimetría derecha con estructura 'derecha'.

Cuarto, excluí aquellos nidos que tenían estructuras laterales a ambos lados del nido (N fotos = 72, N nidos = 99) ya que para evaluar la predicción de que una estructura lateral

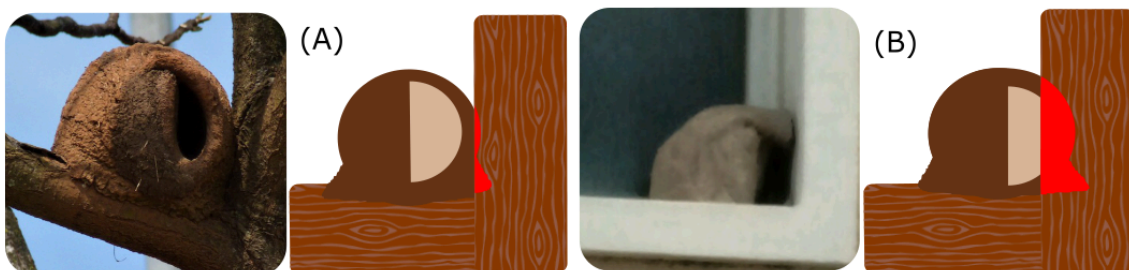
incide en la asimetría del nido (objetivos específicos 1 y 2) era necesario tener únicamente una estructura interactuando con el nido. Obteniendo un total de 2,414 fotos con 2,607 nidos (Figura 7.4).

Previo a la quinta instancia de exclusión, agregue un criterio de fiabilidad a la información que refleja de forma certera la naturaleza de la interacción entre el nido y la estructura: i) baja, cuando no podía distinguir si el nido estaba cerca de la estructura o en contacto con ella (Figura 5A); ii) media, cuando no podía discernir si el nido estaba simplemente en contacto con la estructura lateral o si la incorpora (Figura 5B); iii) alta, cuando observaba claramente la interacción entre el nido y la estructura (Figura 5C).

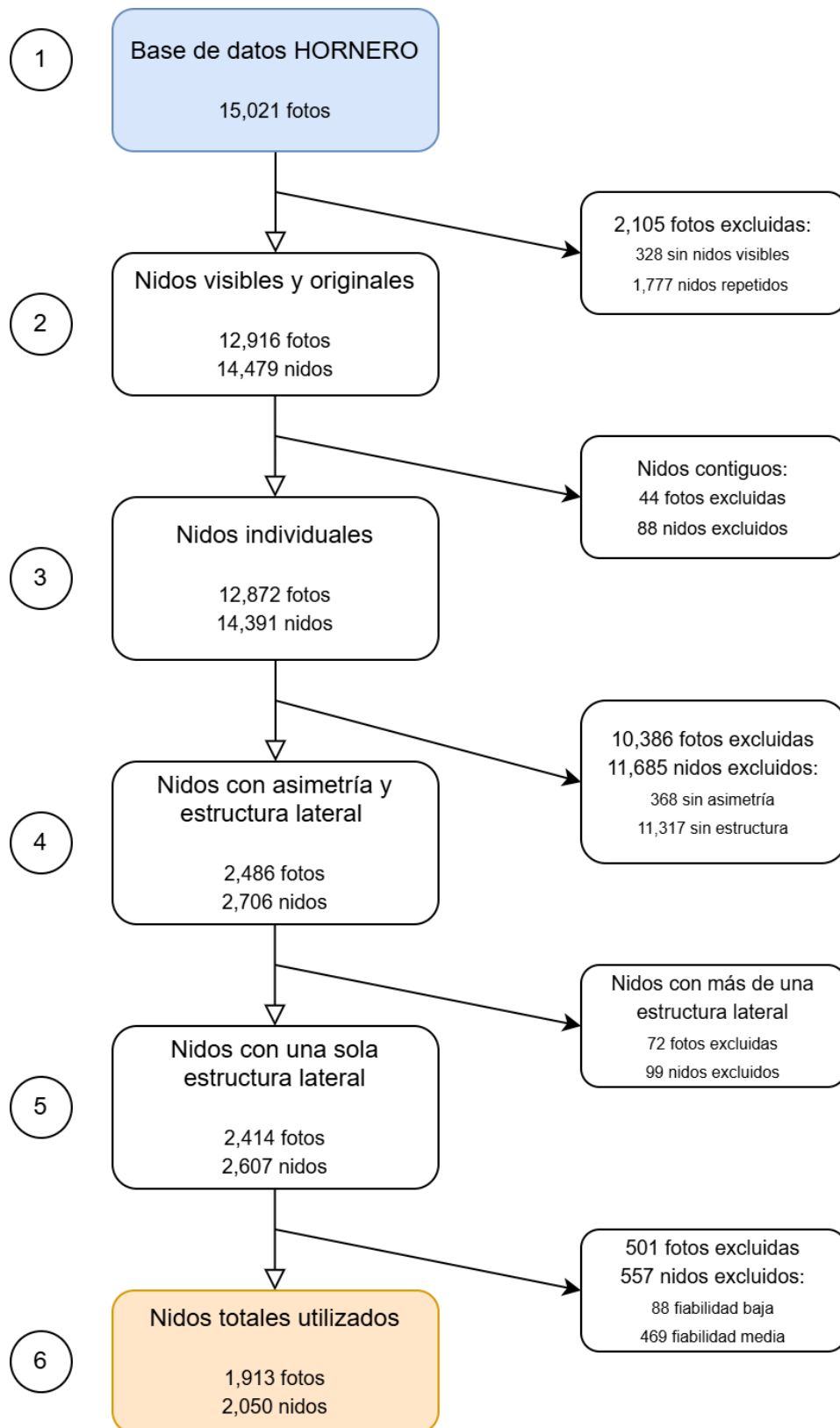


**Figura 5: Criterio de Fiabilidad (A)** Baja: no es posible delimitar si el nido está en contacto con la estructura o no. **(B)** Media: no es posible discernir si el nido está en contacto o incorporado debido a una vista obstruida. **(C)** Alta: se observa claramente la interacción nido-estructura.

Finalmente, para el análisis excluí aquellos nidos con fiabilidad baja o media (N fotos = 501; N nidos totales = 557; N nidos de fiabilidad ‘baja’= 88 y N nidos de fiabilidad ‘media’ = 469; Figura 7.5) con el fin de tener sólo nidos en los que claramente se notara si estaban en contacto o incorporando (Figura 6A-B respectivamente) con una estructura lateral (objetivo específico 2). Luego de estos cinco pasos de procesamiento de datos, mi base de datos final fue de 1,913 fotos conteniendo 2,050 nidos (Figura 7.6).



**Figura 6: Contacto o incorporación (A)** Contacto: Zona roja indica que hay una interacción entre nido y estructura pero sin que se reemplacen partes del nido. **(B)** Incorporación: Zona roja indica que una parte de la estructura del nido es reemplazada por una estructura externa.



**Figura 7:** Diagrama de filtrado de base de datos. Se muestra el número de fotos y nidos considerados en cada etapa del proceso de depuración de la base de datos original, que contenía 15,021 fotos. A través de distintos criterios de inclusión y exclusión (nidos visibles, originales e individuales, con asimetría clara, con una sola estructura lateral, y con una fiabilidad de ‘alta’), se seleccionaron finalmente 1,913 fotos correspondientes a 2,050 nidos utilizados para los análisis.

## 5.4. Validación de la información extraída

A la par de la extracción de datos para todas las fotos, junto con mi director de tesina Nicolas M Adreani, realizamos una validación de los datos extraídos para cada nido (i.e., la asimetría observada, el lado de contacto con la estructura, la incorporación y el grado de fiabilidad) para confirmar la veracidad de los datos extraídos. Para ello, cada uno analizó los mismos 100 nidos. Lo que nos permitió determinar que los datos extraídos eran consistentes y ajustar los criterios propuestos a priori, para así proceder con el procesamiento completo.

## 5.5. Análisis estadístico

Para analizar cómo se relaciona la presencia de estructuras laterales con el lado de la asimetría de nido (Objetivo Particular 1), utilicé un modelo binomial con el tipo de asimetría (niveles: izquierda vs derecha) como variable respuesta y el lado de ocurrencia de la estructura con respecto al nido como variable predictora (niveles: izquierda vs derecha).

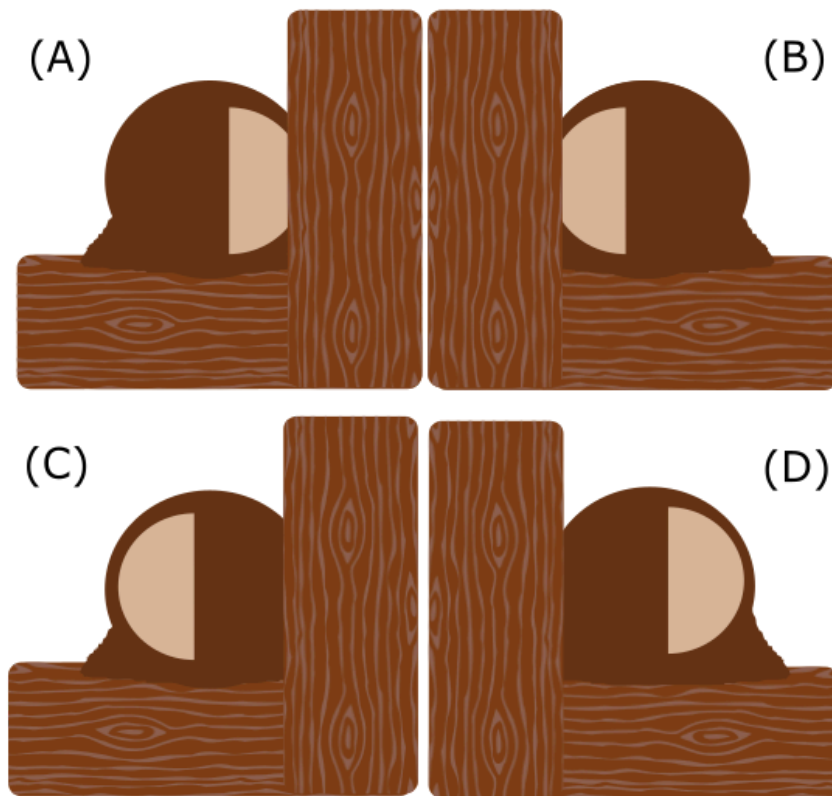
Para explorar si esta relación se modifica según el tipo de interacción entre la estructura y el nido (contacto o incorporación; Objetivo Particular 2), utilicé un segundo modelo binomial tomando como variable respuesta la asimetría del nido (niveles: izquierda vs derecha), e incluyendo como predictores el lado de la estructura (niveles: izquierda vs derecha), el tipo de interacción (niveles: 'si' si la estructura está incorporada y 'no' si la estructura solo está en contacto) y la interacción de ambos factores.

Para realizar todos los análisis estadísticos, utilicé un enfoque bayesiano con *priors* no informativos (i.e., distribuciones homogéneas) en R (version 4.4.3; Posit team, 2025). Para evaluar las inferencias estadísticas de los diferentes modelos, generé distribuciones posteriores a partir de 10,000 simulaciones para cada uno. Con estas simulaciones, calculé los intervalos de credibilidad (CrI) al 95% para las variables de los modelos. Las simulaciones fueron realizadas con los paquetes 'lme4' (Bates et al., 2015), 'stats' (R Core Team, 2024) y 'arm' (Gelman & Su, 2024). Para la representación visual, empleé los paquetes 'ggplot2' (Wickham, 2016), 'ggspatial' (Dunnington, 2023) y 'sf' (Pebesma & Bivand, 2023). Además, para evaluar el rendimiento de los modelos, realicé un análisis visual de residuos utilizando el paquete 'DHARMA' (Harting, 2024).

## 5.6. Disposición espacial

Finalmente, para inspeccionar de forma exploratoria la disposición espacial de nidos con estructuras laterales y asimetría izquierda o derecha en toda la distribución de la especie (Objetivo Particular 3), elaboré un mapa de ocurrencia de nidos, clasificando cada punto

según si la estructura está en el mismo lado que la asimetría u opuesta a esta. Para esto subdividí la ocurrencia de nidos con estructuras laterales en dos grandes categorías según el lado de contacto con la estructura y el tipo de asimetría. Estas categorías fueron: (1) cuando la asimetría se encuentra en el mismo lado que la estructura, definí la variable 'mismo lado' entre la asimetría y el lado de contacto (Figuras 8A & B), y (2) cuando la asimetría se encuentra en el lado opuesto a la estructura, definí la variable 'lado opuesto' entre asimetría y lado de contacto (Figuras 8C & D). Estas dos categorías pueden presentarse en dos formas diferentes. En el caso de 'mismo lado', la asimetría puede ser derecha con una estructura derecha (Figura 8A) o izquierda con una estructura izquierda (Figura 8B). En el caso de 'lado opuesto', la asimetría puede ser izquierda con una estructura derecha (Figura 8C) o derecha con una estructura izquierda (Figura 8D).



**Figura 8:** *Combinaciones entre lado de contacto y lado de asimetría.* (A) Nido con asimetría derecha y estructura en el lado derecho, clasificado como 'mismo lado'. (B) Nido con asimetría izquierda y estructura en el lado izquierdo, clasificado como 'mismo lado'. (C) Nido con asimetría izquierda y estructura en el lado derecho, clasificado como 'lado opuesto'. (D) Nido con asimetría derecha y estructura en el lado izquierdo, clasificado como 'lado opuesto'

## 6. Resultados

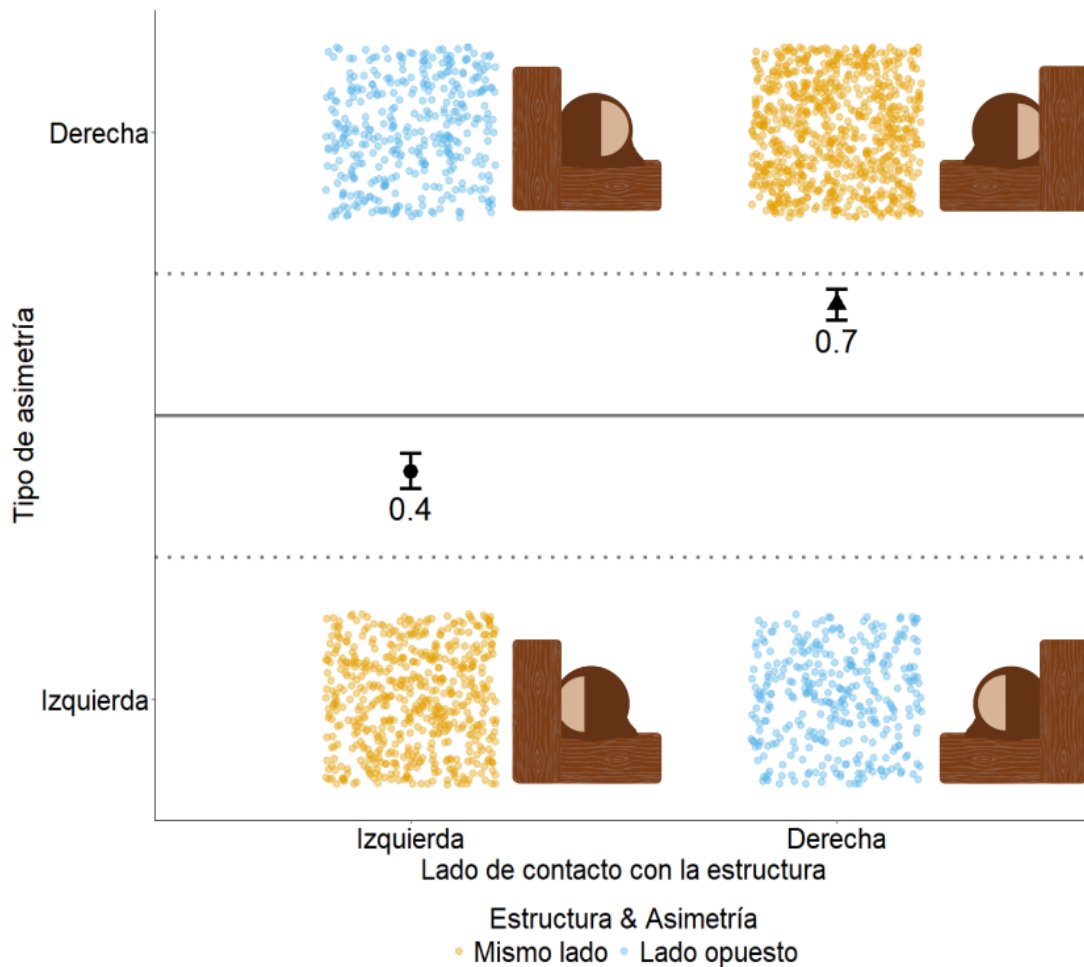
De 15,021 fotos obtenidas de la base de datos original HORNERO, finalmente utilicé 1,913 fotos (12%) conteniendo 2,050 nidos.

### 6.1. Relación entre una estructura lateral adyacente y la asimetría del nido

En términos generales, la ubicación de la estructura coincidió con el lado donde se observa la asimetría en los nidos. En particular, si la estructura estaba a la izquierda, la probabilidad de que el nido tuviera asimetría derecha fue de 0.40 [95%CrI: 0.37-0.43; N de nidos con asimetría izquierda = 900; Tabla 1; Fig. 9], es decir es más probable que la asimetría esté hacia la izquierda. Por otro lado, cuando la estructura se estaba a la derecha, la probabilidad de que la asimetría estuviera de ese lado fue de 0.69 [95%CrI: 0.66-0.72; N de nidos con asimetría derecha = 1150; Tabla 1; Fig. 9].

**Tabla 1.** Resultados del modelo binomial para predecir la probabilidad de que la asimetría del nido sea hacia la derecha en función de la presencia de estructuras laterales. Se presentan las estimaciones del modelo junto con sus intervalos de confianza (IC) del 95% entre corchetes. El Intercepto representa el estado basal del modelo con estructura a la izquierda como nivel de referencia. En la fila inferior se detalla el número total nidos evaluados (Num.Obs.).

	Asimetría derecha
Intercepto (Estructura a la izquierda)	-0.402 [-0.533; -0.272]
Estructura a la derecha	1.230 [1.049; 1.414]
Num. Obs	2050



**Figura 9:** Relación entre el lado de contacto con una estructura y la asimetría de los nidos. Los símbolos (círculo y triángulo negros) y sus barras de error indican la media y el intervalo de credibilidad del modelo estadístico para el lado de contacto con la estructura izquierda y derecha. Los puntos de color representan cada nido reportado: naranja para asimetría y contacto en el mismo lado, azul para asimetría y contacto en lados opuestos. Las líneas horizontales grises (0.25 y 0.75) delimitan los cuartiles y la probabilidad al azar (0.50) teórica de que la asimetría se encuentre en el lado "Derecha", sirviendo como referencias para la interpretación de los patrones observados.

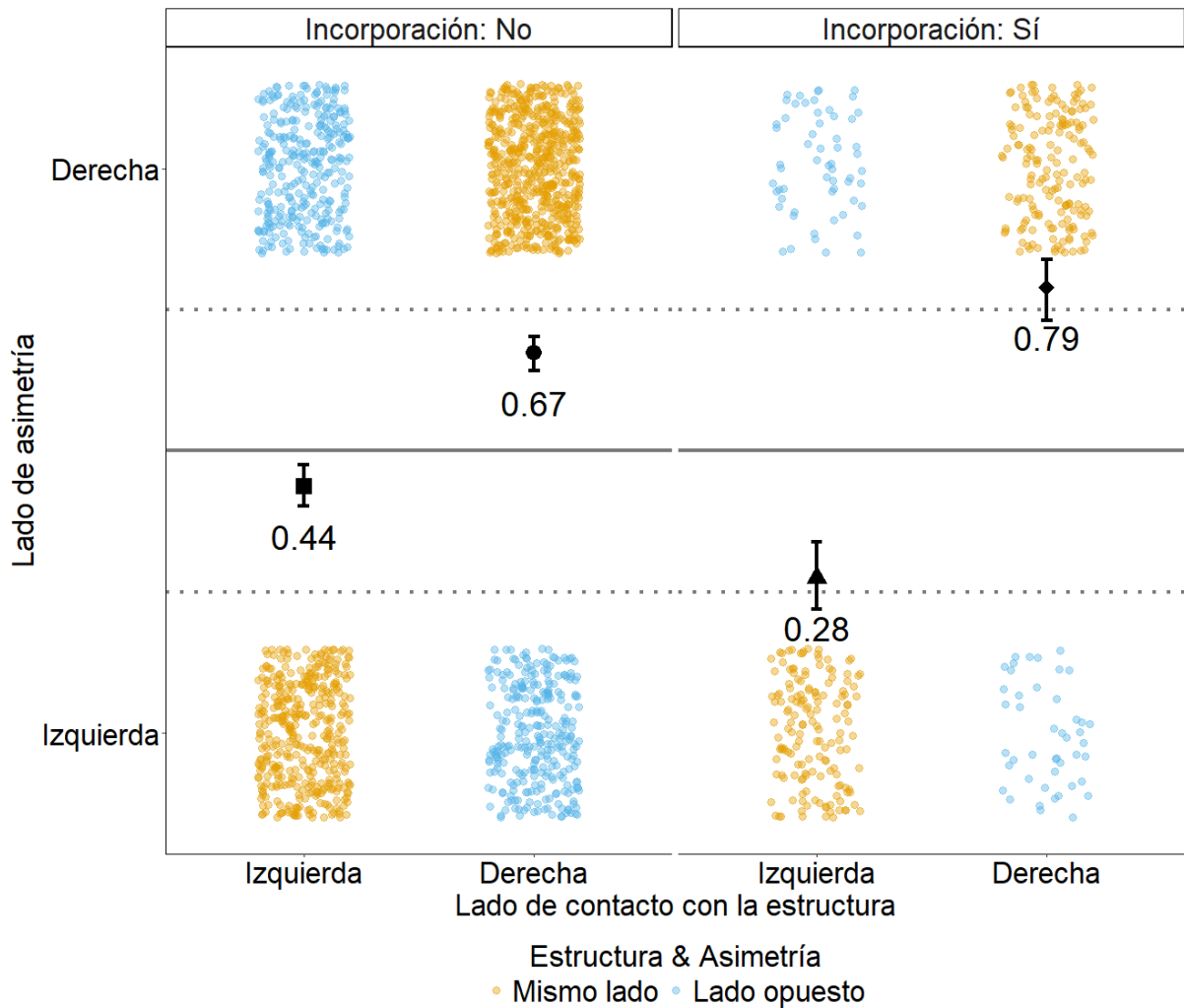
## 6.2. Variación entre relación de una estructura lateral adyacente y la asimetría del nido según el tipo de interacción

La ubicación de la estructura tuvo una menor probabilidad de estar del mismo lado que la asimetría cuando los nidos se encuentran en contacto comparado con los nidos que están incorporados. Para los casos sin incorporación, cuando la estructura se encontraba a la izquierda, la probabilidad que el nido tuviera asimetría derecha fue de 0.44 [95%CrI: 0.40-0.47; N de nidos con asimetría izquierda = 700; Tabla 2; Fig. 10], es decir que es más probable que la asimetría fuese izquierda. Y para los nidos con estructuras a la derecha, esta probabilidad fue de 0.67 [95% CrI: 0.64-0.70; N de nidos con asimetría derecha = 921;

Tabla 2; Fig. 10]. Mientras que en los casos de incorporación, la probabilidad de que un nido con una estructura a la izquierda tuviera una asimetría derecha fue de 0.28 [95%CrI: 0.22-0.33; N de nidos con asimetría izquierda = 200; Tabla 2; Fig. 10], es decir que es aún más probable que la asimetría fuese izquierda. Y para los nidos con estructuras a la derecha, esta probabilidad fue del 0.79 [95%CrI: 0.73-0.84; N de nidos con asimetría derecha =229; Tabla 2; Figura 10].

**Tabla 2.** Resultados del modelo binomial para predecir la probabilidad de que la asimetría del nido sea hacia la derecha en función de la presencia de estructuras laterales, la incorporación del nido y su interacción. Se presentan las estimaciones del modelo junto con sus intervalos de confianza (IC) del 95% entre corchetes. El Intercepto representa el estado basal del modelo con la estructura a la izquierda y sin incorporación como niveles de referencia. En la fila inferior se detalla el número total nidos evaluados (Num.Obs.).

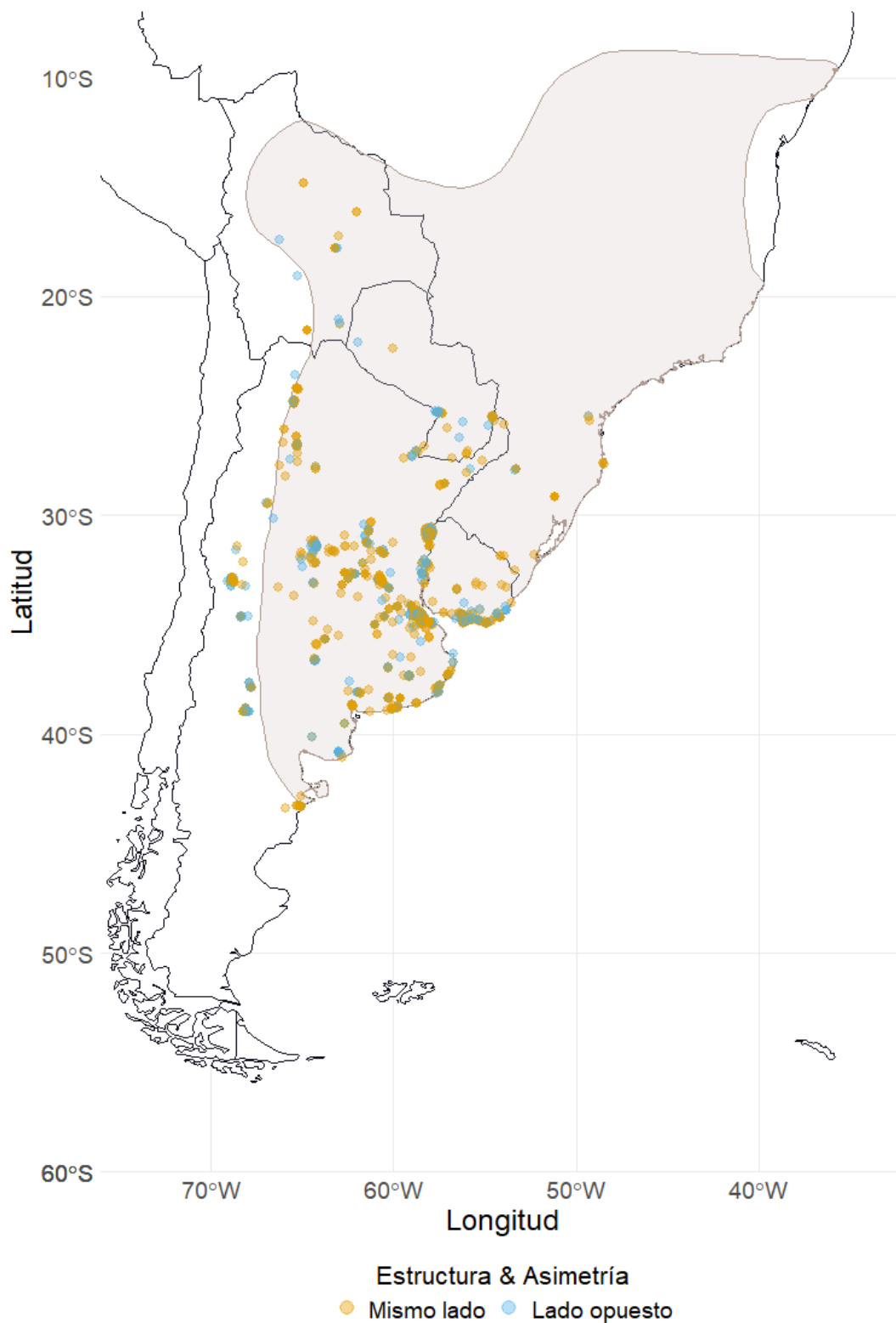
	Asimetría derecha
Intercepto (Estructura a la izquierda)	-0.250 [-0.397; -0.103]
Estructura a la derecha	0.973 [0.771; 1.177]
Incorporación	-0.716 [-1.056; -0.387]
Estructura a la derecha × Incorporación	1.322 [0.840; 1.818]
Num. Obs.	2050



**Figura 10:** Relación entre el lado de contacto con una estructura y la asimetría de los nidos teniendo en cuenta la incorporación del nido. Los símbolos (cuadrado y círculo negro) junto con sus barras de error indican la media y el intervalo de credibilidad del modelo estadístico para el lado de contacto con la estructura izquierda y derecha para los casos en los que no hubo incorporación. Mientras que los símbolos (triángulo y el rombo negro) justo con sus barras de error indican la media y el intervalo de credibilidad del modelo estadístico para el lado de contacto con la estructura izquierda y derecha para los casos en los que hubo incorporación. Los puntos de color representan cada nido reportado: naranja para asimetría y contacto en el mismo lado, azul para asimetría y contacto en lados opuestos. Las líneas horizontales grises delimitan los cuartiles (0.25 y 0.75) y la probabilidad al azar (0.50) teórica de que la asimetría se encuentre en el lado "Derecho", sirviendo como referencias para la interpretación de los patrones observados.

### **6.3. Disposición espacial**

De los 2,050 nidos con asimetría definida y en contacto con una estructura hubo un 8% (164 nidos) que no contaron con información de GPS (i.e., información de latitud y longitud), por lo que el análisis de la distribución lo llevé a cabo tomando 1886 nidos (92%). De estos, 1,565 se ubicaron en Argentina, 229 en Uruguay, 41 en Brasil, 23 en Bolivia y 28 en Paraguay (Figura 11). Al evaluar la ocurrencia de 1,336 nidos con estructuras del mismo lado que su asimetría y 714 con estructuras del lado opuesto que su asimetría observé que, al igual que en la distribución general, no hay agrupamientos evidentes. La distribución de ambos tipos de nidos parece seguir un patrón aleatorio, sin una organización espacial clara.



**Figura 11:** Distribución de los 1,886 nidos de hornero con una estructura lateral adyacente. En naranja presento los nidos con la asimetría y el lado de contacto con la estructura del mismo lado. En azul presento los nidos con la asimetría y el lado de contacto con la estructura en lados opuestos. En gris se representa el rango de distribución del hornero (*Species Factsheet: Rufous Hornero Furnarius Rufus*, 2024).

## 7. Discusión

A partir de una rica base de datos que abarca todo el rango de distribución del hornero, encontré que existe una relación entre la asimetría del nido y el lado en el que se encuentra la estructura con la que está en contacto. Observé que los nidos con una estructura lateral adyacente tienden a tener su asimetría ubicada del mismo lado que esta. Este patrón se acentúa en los casos en que la estructura está incorporada al nido. Una serie de preguntas naturales que surgen a partir de los resultados de mi tesina son: ¿por qué los horneros construyen la entrada principalmente del mismo lado que la estructura? ¿por qué esta relación es aún más pronunciada cuando la estructura está incorporada al nido?

Desde una perspectiva ecológica podríamos especular que este patrón responde al mantenimiento de la integridad arquitectónica del nido, preservando intacta la cámara de incubación, o gracias a que con esta orientación de la asimetría favorece la oclusión de la entrada, dificultando el ingreso de depredadores o especies parásitas de cría.

Desde una perspectiva mecánica, dos explicaciones no mutuamente excluyentes podrían explicar estos resultados. Una sería que los sitios disponibles para construir nidos imponen restricciones comportamentales en los horneros, resultando en un nido con asimetría del mismo lado que la estructura. En este escenario, la entrada del nido sería altamente sensible al sitio de nidificación, fenómeno para el cual existe evidencia en otros sistemas animales, desde la influencia del tamaño de la caja nido en la masa del nido en el herrerillo común (*Cyanistes caeruleus*) (Deeming et al., 2019) o en cómo el material condiciona la profundidad y forma del túnel que construyen las hembras de abejas carpinteras (*Manuelia postica*) (Flores-Prado et al., 2008). Otra explicación posible es que los horneros tengan patrones comportamentales definidos (e.g., horneros que construyan nidos con patrones en sentido horario o antihorario), definiendo así una asimetría del nido en particular, y que dichos individuos entonces elijan sitios de nidificación que sean compatibles con estos patrones. En este otro escenario, la entrada del nido no sería flexible ni sensible al sitio de nidificación, sino predeterminada genéticamente y determinante para la elección de sitio. En otros sistemas animales hay evidencia de patrones de construcción definidos, como es en el caso del tapezuá (*Scaptotrigona depilis*); una especie de abeja sin aguijón que tiene dos modos de construcción para sus colmenas (forma helicoidal o plana; Di Pietro et al., 2024). Ambos escenarios también podrían explicar por qué la relación entre estructura-asimetría del nido se intensifica cuando la estructura lateral está incorporada al nido: a diferencia de estructuras que se encuentran en contacto con el nido, cuando la estructura es incorporada

al nido, la interacción entre estructura y ave es inevitable, lo que vuelve la restricción (ya sea de la estructura hacia el comportamiento del ave, o sobre el comportamiento del ave en sí) aún mayor.

El análisis de los resultados de mi tesina adquiere una dimensión adicional si consideramos que la construcción del nido en el hornero no es realizada por un sólo individuo, sino que constituye un proceso cooperativo en el que ambos miembros de la pareja participan (Massoni et al., 2012; Fraga, 1980). En este marco, una opción plausible podría ser que la orientación de la entrada del nido respecto a la estructura lateral no dependa únicamente de la restricción o decisión de un solo individuo, sino de la interacción entre ambos miembros de la pareja. Al considerar la dinámica de pareja, surgen tres explicaciones posibles acerca de cómo surgen estos patrones: primero, si los horneros no tienen la flexibilidad comportamental suficiente para hacer la entrada al nido de cualquier lado, el sitio de nidificación podría imponer restricciones comportamentales a ambos individuos de manera similar. Segundo, si los dos miembros de la pareja tienen un patrón comportamental definido que genera un nido con entrada a la derecha o izquierda, esto implicaría que la pareja debe conjuntamente seleccionar sitios de nidificación que les permitan construir correctamente. Tercero, podría operar una dinámica de líder y seguidor, donde un hornero sería quien toma la decisión del sentido de construcción (sobre el cual la estructura podría actuar como limitante), y la pareja sería quien ajuste su comportamiento en función de lo ya definido. Este último es el caso de hormigas carpinteras japonesas (*Camponotus japonicus*; Chen, 1937), en las cuales hay individuos que eligen los sitios donde construir e individuos que llegan al sitio y construyen.

Para ver si la relación que encontré en mi tesina está vinculada a la flexibilidad o a la rigidez en el proceso de construcción, a futuro deberían realizarse experimentos de manipulación. Por ejemplo, se podrían colocar estructuras laterales adyacentes al lado derecho de nidos en las primeras etapas de construcción y permitir que los horneros continúen el proceso. Una vez construidas las paredes, el domo y definida parcialmente la asimetría (determinando así si el nido presenta una asimetría derecha o izquierda), se desarmaría el nido hasta su fase de base y ahora se colocaría la estructura lateral adyacente del lado izquierdo. Posteriormente se registraría si la pareja reconstruye la misma asimetría inicial o si modifica la orientación de la entrada adaptándola a la nueva posición de la estructura. Estos datos permitirían distinguir entre: (1) un patrón comportamental fijo e independiente de la señal externa, de (2) una respuesta comportamental que responde y se ajusta a condiciones locales particulares. Adicionalmente, sería ideal tener identificados a la hembra

y al macho para así poder evaluar qué dinámica sigue la pareja al momento de la construcción durante esa temporada.

En un sentido más amplio, los resultados de mi tesina subrayan que la arquitectura de estructuras complejas como los nidos no constituye únicamente un reflejo del comportamiento individual, sino que emerge de la interacción entre restricciones físicas, habilidades individuales, características del entorno local e interacciones sociales. Este trabajo aporta conocimiento sobre sistemas de construcción biparental, en los que las decisiones arquitectónicas resultan del esfuerzo coordinado de más de un individuo. Así, la arquitectura de los nidos puede entenderse como un proceso emergente que integra múltiples dimensiones del comportamiento y del ambiente, consolidando su valor como modelo para explorar las relaciones entre los organismos y su entorno.

## 8. Conclusiones

A lo largo de toda la distribución del hornero, la asimetría observada en sus nidos no se explica por factores macroecológicos como la temperatura, la precipitación o la altitud, ni por factores micro-ecológicos como la altura, la cobertura, el sustrato, la orientación cardinal de la entrada o el contexto de urbanización (Adreani et al., 2022). Sin embargo, mi tesina aporta conocimientos novedosos al mostrar que la asimetría del nido del hornero es sensible a otro factor micro-ecológico hasta ahora no considerado: la presencia de estructuras adyacentes, especialmente cuando éstas son incorporadas al nido. Estos resultados sugieren que, si bien la disponibilidad de estructuras no constituye el principal determinante de la asimetría (sólo 2.050 nidos se encontraron junto a estructuras), su presencia podría estar influyendo en la forma final del nido al imponer ciertos patrones de construcción o al restringir el tipo de parejas que pueden construir allí, según sus patrones comportamentales. A ello se suma la dimensión social de la construcción, dado que la arquitectura del nido resulta de la cooperación entre ambos miembros de la pareja. En este sentido, mi tesina abre un abanico de nuevas preguntas que requieren abordajes interdisciplinarios, integrando perspectivas del comportamiento, la ecología, la evolución y la experimentación. Adicionalmente, mi tesina contribuye a reducir el sesgo existente en los estudios sobre nidos de aves, al considerar modelos de anidación poco estudiados y datos recopilados a lo largo de toda la distribución de la especie.

## 9. Proyecciones

### Complementos a esta investigación

En un intento por comprender en mayor profundidad este fenómeno, durante los últimos meses de mi tesina analicé videos registrados en el marco de una línea de investigación del Laboratorio de Ornitología de la Facultad de Ciencias, en colaboración con el Instituto Max Planck de Comportamiento Animal (Alemania). Este proyecto tiene como objetivo estudiar el comportamiento de construcción del nido en el hornero y el papel de la cooperación durante dicha tarea. Para llevarlo a cabo fue necesario aplicar técnicas de reconstrucción tridimensional de posturas y fotogrametría de alta definición, combinadas con herramientas de inteligencia artificial, con el fin de obtener información cuantitativa de alta resolución sobre el proceso de construcción del nido. En este contexto, utilicé Label Studio (Tkachenko et al., 2020) para la anotación de posturas, marcando puntos corporales de los horneros para identificar su posición en el espacio, así como la presencia de barro en el pico y sus identificadores individuales (anillos). Con estas posturas se alimentó a un modelo YOLO (Redmon et al., 2016) para el reconocimiento automático de los momentos en que los horneros ingresan al nido y para determinar si transportaban barro o no. Esto permitió cuantificar los turnos de construcción dentro de la pareja y caracterizar la cooperación en la tarea. Finalmente, para validar la efectividad del modelo YOLO, empleé el software BORIS (Behavioral Observation Research Interactive Software; Friard & Gamba, 2016), con el cual realicé una anotación manual de los mismos comportamientos, registrando los periodos de construcción y los intercambios entre miembros de la pareja. Esta comparación permitió evaluar el nivel de concordancia entre el reconocimiento automatizado y la observación directa. Espero que los aportes realizados en esta etapa, así como los que continúe desarrollando en los próximos meses, contribuyan a una mayor comprensión del proceso de construcción del nido, evidenciando cómo este constituye un comportamiento altamente coordinado dentro de la pareja y a la vez variable a nivel intraespecífico.

## 10. Publicaciones asociadas a esta tesina

Los resultados de esta tesina fueron presentados en el Octavo Congreso Uruguayo de Zoología (Montevideo, Uruguay, diciembre de 2025) en formato de presentación oral, instancia en la que obtuve el premio a la mejor presentación oral.

Asimismo, fueron presentados en el marco del Ciclo charlas '*Conversando de nuestra fauna*' organizado en conjunto entre el Museo de Historia Natural "Dr. Carlos Torres de la Llosa" y la Sociedad Zoológica del Uruguay, en mayo del 2026.

El manuscrito correspondiente se encuentra publicado como short communication en la revista IBIS (Adreani et al., 2026).

## 11. Bibliografía

- Adreani, N. M., Valcu, M., Scientists, C., & Mentesana, L. (2022). Asymmetric architecture is non-random and repeatable in a bird's nests. *Current Biology*, 32(9), R412-R413. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.03.075>
- Adreani, N., Morales Latorre, V., & Mentesana, L. (2026). External structures at the nest-site predict asymmetric architecture of nests in a mud-building bird. *Ibis*. <https://doi.org/10.1111/ibi.70064>
- Amorim, P. S., Guaraldo, A. C., Rossi, M. F., & Diniz, P. (2023). Home Range, Territory, and Partner Replacement in the Rufous Hornero *Furnarius rufus*. *Acta Ornithologica*, 58(1), 55-63. <https://doi.org/10.3161/00016454AO2023.58.1.004>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bonney, R., Cooper, C. B., Dickinson, J., Kelling, S., Phillips, T., Rosenberg, K. V., & Shirk, J. (2009). Citizen Science: A Developing Tool for Expanding Science Knowledge and Scientific Literacy. *BioScience*, 59(11), 977-984. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.11.9>
- Buck, L. (2023, septiembre 30). *ML609496286—Hornero—Macaulay Library*. <https://macaulaylibrary.org/asset/609496286>
- Chen, S. C. (1937). The Leaders and Followers among the Ants in Nest-Building. *Physiological Zoology*, 10(4), 437–455.
- Chia, S. Y., Fang, Y.-T., Su, Y.-T., Tsai, P.-Y., Hsieh, C., Tsao, S.-H., Juang, J.-Y., Hung, C.-M., & Tuanmu, M.-N. (2023). A global database of bird nest traits. *Scientific Data*, 10(1), 923. <https://doi.org/10.1038/s41597-023-02837-1>
- Craig, A. J. F. (2020). *Baya Weaver (Ploceus philippinus), version 1.0* (del Hoyo, J.; Elliott, A.; Sargatal, J.; Christie, D. A.; de Juana, E.). *Birds of the World*. <https://doi.org/10.2173/bow.baywea1.01>
- Darlene Betat. (2024). *ML615585534—Hornero—Macaulay Library*. <https://macaulaylibrary.org/asset/615585534>
- Dawkins, R. (2016). *The Extended Phenotype: The Long Reach of the Gene* (New to this Edition:, New to this Edition:). Oxford University Press.
- Deeming, D. C. (2023). Nest construction in mammals: A review of the patterns of construction and functional roles. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 378(1884), 20220138. <https://doi.org/10.1098/rstb.2022.0138>
- Deeming, D., Morton, F., & Laverack, K. (2019). Nestbox size affects mass and proportions of materials used in Blue Tit *Cyanistes caeruleus* nests. *Bird Study*, 66, 1–6. <https://doi.org/10.1080/00063657.2019.1618243>
- Deeming, D. C., & Reynolds, S. J. (Eds.). (2015). *Nests, Eggs, and Incubation: New ideas about avian reproduction*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198718666.001.0001>

- Di Pietro, V., Ferreira, H. M., Wenseleers, T., Oliveira, R. C., Menezes, C., de Britto Frediani, M. G., Pereira, D. J., & Fajgenblat, M. (2024). The inheritance of alternative nest architectural traditions in stingless bees. *Current Biology*, 34(9), 1996-2001.e3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2024.02.073>
- Dunnington, D. (2023). *ggspatial: Spatial Data Framework for ggplot2* [Software]. <https://paleolimbot.github.io/ggspatial/>. <https://github.com/paleolimbot/ggspatial>
- Facemire, C. F., Facemire, M. E., & Facemire, M. C. (1990). Wind as a Factor in the Orientation of Entrances of Cactus Wren Nests. *The Condor*, 92(4), 1073-1075. <https://doi.org/10.2307/1368745>
- Fraga, R. M. (1980). The Breeding of Rufous Horneros (*Furnarius rufus*). *The Condor*, 82(1), 58-68. <https://doi.org/10.2307/1366785>
- Friard, O., & Gamba, M. (2016). BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods in ecology and evolution*, 7(11), 1325--1330.
- Flores-Prado, L., Chiappa, E., & Niemeyer, H. M. (2008). Nesting biology, life cycle, and interactions between females of *Manuelia postica*, a solitary species of the Xylocopinae (Hymenoptera: Apidae). *New Zealand Journal of Zoology*, 35(1), 93–102. (31705393). <https://doi.org/10.1080/03014220809510106>
- Gelman, A., & Su, Y.-S. (2024). *arm: Data Analysis Using Regression and Multilevel/Hierarchical Models* (Versión 1.14-4) [Software]. <https://CRAN.R-project.org/package=arm>
- Hall, Z. J., Street, S. E., Auty, S., & Healy, S. D. (2015). The coevolution of building nests on the ground and domed nests in Timaliidae. *The Auk*, 132(3), 584-593. <https://doi.org/10.1642/AUK-15-23.1>
- Hansell, M. (2007). *BUILT BY ANIMALS: THE NATURAL HISTORY OF ANIMAL ARCHITECTURE*. OUP.
- Harting, F. (2024). *DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models* (Versión 0.4.7) [Software]. <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>
- iNaturalist*. (s. f.). iNaturalist. Recuperado 26 de marzo de 2025, de <https://www.inaturalist.org>
- Kirwan, G. M., Gosler, A., Clement, P., Christie, D., & Pyle, P. (2024). Eurasian Blue Tit (*Cyanistes caeruleus*), version 1.1. En *Birds of the World* (del Hoyo, J.; Elliott, A.; Sargatal, J.; Christie, D. A.; de Juana, E.; Smith, M. G.). Cornell Lab of Ornithology. <https://doi.org/10.2173/bow.blutit.01.1>
- Korslund, L. M., Floden, M. S., Albertsen, M. M. S., Landsverk, A., Løkken, K. M. V., & Johansen, B. S. (2024). Home Range, Movement, and Nest Use of Hedgehogs (*Erinaceus europaeus*) in an Urban Environment Prior to Hibernation. *Animals* (2076-2615), 14(1), 130. <https://doi.org/10.3390/ani14010130>
- Mainwaring, M. C., Hartley, I. R., Lambrechts, M. M., & Deeming, D. C. (2014). The design and function of birds' nests. *Ecology and Evolution*, 4(20), 3909-3928. <https://doi.org/10.1002/ece3.1054>
- Mainwaring, M. C., Stoddard, M. C., Barber, I., Deeming, D. C., & Hauber, M. E. (2023). The evolutionary ecology of nests: A cross-taxon approach. *Philosophical*

- Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 378(1884), 20220136.  
<https://doi.org/10.1098/rstb.2022.0136>
- Marks, L., Laird, Y., Trevena, H., Smith, B. J., & Rowbotham, S. (2022). A Scoping Review of Citizen Science Approaches in Chronic Disease Prevention. *Frontiers in Public Health*, 10, 743348. <https://doi.org/10.3389/fpubh.2022.743348>
- Massoni, V., Reboreda, J. C., López, G. C., & Aldatz, M. F. (2012). High Coordination and Equitable Parental Effort in the Rufous Hornero. *The Condor: Ornithological Applications*, 114(3), 564-570. <https://doi.org/10.1525/cond.2012.110135>
- Mentesana, L., Amador, A., Amorim, P., Delhey, K., Diniz, P., Fraga, R., Mindlin, G., Reboreda, J., Schaaf, A., Tassino, B., & Adreani, N. (2024). Biology of the Rufous Hornero, from mechanisms to behavioral ecology: A potential Neotropical model species? *Journal of Field Ornithology*. <https://doi.org/10.5751/JFO-00544-950402>
- Pebesma, E., & Bivand, R. (2023). *Simple Features for R: Standardized Support for Spatial Vector Data*. Chapman and Hall/CRC.  
<https://doi.org/10.1201/9780429459016>
- Posit team. (2025). *RStudio: Integrated Development Environment for R* [Software]. Posit Software, PBC. <http://www.posit.co/>
- R Core Team. (2024). *R: A Language and Environment for Statistical Computing* [Software]. R Foundation for Statistical Computing. <http://www.rstudio.com/>
- Redmon, J., Divvala, S., Girshick, R., & Farhadi, A. (2016). *You Only Look Once: Unified, Real-Time Object Detection*. 779-788.  
<https://doi.org/10.1109/CVPR.2016.91>
- Remsen, J., & Bonan, A. (2020). Hornero (*Furnarius rufus*), version 1.0. *Birds of the World*. [https://doi.org/10.2173/bow.rufhor2.01species\\_shared.bow.project\\_name](https://doi.org/10.2173/bow.rufhor2.01species_shared.bow.project_name)
- Santos, E. S. A. (2020). Southern Lapwing (*Vanellus chilensis*), version 1.0. En *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.  
<https://doi.org/10.2173/bow.soulap1.01>
- Schaaf, A. A. (2020). Orientación de nidos de hornero (*Furnarius rufus*): Efectos de la vegetación, el viento y la radiación solar en el noroeste de la Argentina. *Ecología Austral*, 30(1), Article 1. <https://doi.org/10.25260/EA.20.30.1.0.1019>
- Silvertown, J. (2009). A new dawn for citizen science. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(9), 467-471. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.03.017>
- Species factsheet: Rufous Hornero *Furnarius rufus**. (2024). BirdLife DataZone.  
<https://datazone.birdlife.org/species/factsheet/rufous-hornero-furnarius-rufus>
- Sullivan, B., Wood, C., Iliff, M., Bonney, R., & Fink, D. (2009). eBird: A citizen-based bird observation network in the biological sciences. *Biological Conservation - BIOL CONSERV*, 142, 2282-2292. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.05.006>
- Svensson, O., & Kvarnemo, C. (2023). How sexual and natural selection interact and shape the evolution of nests and nesting behaviour in fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 378(1884), 20220139.  
<https://doi.org/10.1098/rstb.2022.0139>
- Taraborelli, D. (2023, abril 16). *ML560355821—Hornero—Macaulay Library*.  
<https://macaulaylibrary.org/asset/560355821>

- Tkachenko, M., Malyuk, M., Holmanyuk, A., & Liubimov, N. (2020). *Label Studio: Data Labeling Software* (Versión nightly) [Software]. Heartex Labs. <https://github.com/heartexlabs/label-studio>
- Vaz-Ferreira, R., Palerm, J., Bianco, J., & Stagi, A. (1993). Características del nido y técnicas de construcción del "Hornero" *Furnarius rufus* y del "Espinero" *Anumbius annumbi* (Furnariidae, Passeriformes). *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, 8: 239-264.
- Weber, J. N., Peterson, B. K., & Hoekstra, H. E. (2013). Discrete genetic modules are responsible for complex burrow evolution in *Peromyscus* mice. *Nature*, 493(7432), 402-405. <https://doi.org/10.1038/nature11816>
- Wickham, H. (2016). *Ggplot2* (Versión 3.3.0) [Software]. <https://ggplot2.tidyverse.org/>
- Zyskowski, K., & Prum, R. O. (1999). Phylogenetic Analysis of the Nest Architecture of Neotropical Ovenbirds (Furnariidae). *The Auk*, 116(4), 891-911. <https://doi.org/10.2307/4089670>